Sur la caryocinèse de Bolbostemma paniculatum *Franquet et de* Thladiantha dubia *Bunge, Cucurbitacées cultivées au Muséum,*

par MM. A. Eichhorn et R. Franquet.

Durant ces dernières années, les cytologistes se sont intéressés, tout particulièrement, à une question à laquelle leurs devanciers n'avaient pas attaché une attention spéciale : celle de la structure du noyau au repos. Jusqu'ici on admettait que, d'une façon générale, tout noyau était porteur d'un réseau et les exemples étudiés confirmaient, d'ailleurs, cette manière de voir. Ceci s'explique très simplement par ce fait que les caryologistes, outre qu'ils ne cherchaient pas à varier leurs sujets de recherches, avaient toujours eu recours à l'examen de préparations fixées et négligeaient l'observation vitale dont on n'avait que rarement souligné l'utilité. Actuellement que l'on sait davantage combien l'application d'une bonne technique a d'importance et que, d'autre part, on a pu réaliser des comparaisons entre les résultats fournis par l'étude sur le vivant et par la méthode des fixations on s'aperçoit de la nécessité qu'il y a à ne pas s'en tenir à des procédés de recherche uniformes.

Ce n'est pas ici le lieu d'entrer dans une discussion des conclusions auxquelles on est parvenu sur ce point. A seule fin d'expliquer pourquoi, dans notre travail, nous avons cependant mis en œuvre les procédés de fixation et ne nous sommes pas bornés à consigner nos observations *in vivo*, rappelons simplement que certaines méthodes ont trouvé grâce devant la critique la plus serrée et la plus judicieuse et ne peuvent être accusées de donner lieu à ces artifices de préparation qui sont chose courante avec un très grand nombre d'autres.

* * *

Nous avons dit plus haut que, en principe, — et il suffit d'ouvrir soit un Traité de Botanique, soit même un Précis de Cytologie, pour s'en rendre compte, — on considère, invariablement, le noyau végétal comme constitué essentiellement, outre sa membrane, par un réticulum sur l'aspect duquel, après avoir beaucoup discuté, on s'accorde, semble-t-il, maintenant et que l'on désigne comme

étant finement granuleux. Bien que ceci soit vrai dans un très grand nombre de cas, et que ce réseau puisse être vu d'une façon très nette sur le vivant comme sur préparation, on aurait tort de généraliser, car il n'en est pas toujours ainsi.

On a eu déjà l'occasion de signaler que plusieurs Angiospermes, — les Gymnospermes jusqu'ici examinées ne paraissent pas comprendre d'exemples analogues — possédaient des noyaux que l'on pouvait qualifier d'optiquement vides. C'est ainsi que chez *Cucurbita pepo*, tout comme chez *Phaseolus vulgaris* (fig. *a, b, c*) il n'est généralement pas possible de déceler dans le noyau au repos, examiné *in vivo*, aucune formation; le nucléole, plutôt volumineux, apparaissant seul. Or, de la confrontation d'un assez grand nombre d'objets, une conclusion semblait pouvoir être tirée, à savoir qu'à l'absence de réseau nucléaire correspondait l'existence de petits chromosomes, et que, inversement, les chromosomes de grande taille ou de taille moyenne étaient fournis par des noyaux possédant un réticulum, ceux-là provenant de celui-ci. Il restait à connaître, l'origine des longs chromosomes étant admise aux dépens du réseau chromatique du noyau quiescent, la façon dont les petits chromosomes se formaient et à partir de quel constituant nucléaire.

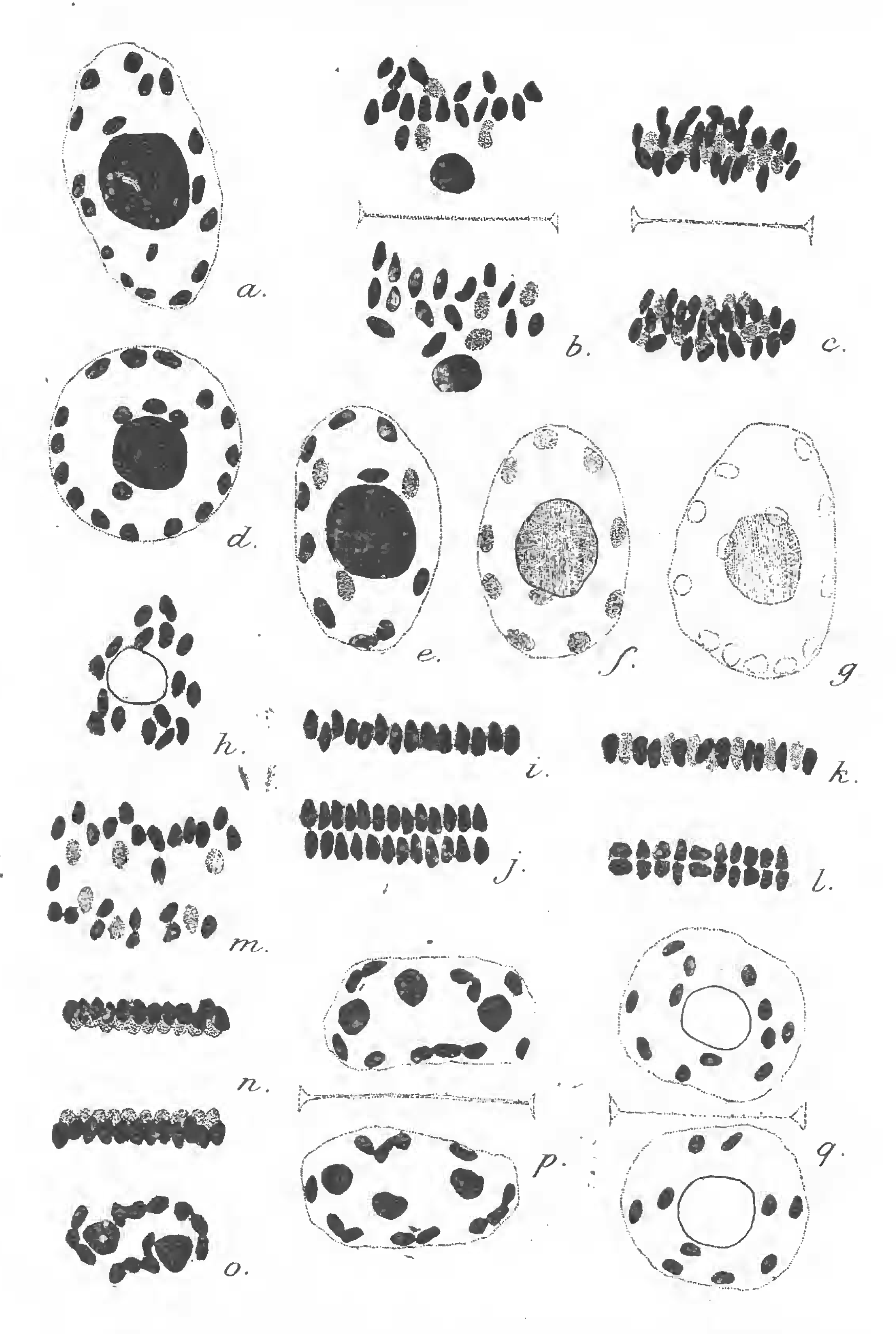
On aurait pu penser qu'il s'agissait là d'une simple précipitation de l'enchylème nucléaire, comme Della Valle avait voulu autrefois en faire prévaloir l'idée. Cette opinion, combattue aussitôt que formulée, ne paraît pas non plus rencontrer, dans l'étude des cas particuliers envisagés ici, une confirmation. En effet, si l'observation vitale ne permet pas, le plus souvent, de déceler à l'intérieur du noyau autre chose que le nucléole, les procédés de fixation nous apportent une aide à laquelle nous sommes fondés à avoir recours comme nous l'avons indiqué précédemment.

Grâce à eux nous pouvons distinguer certains éléments qui, étant donné leur exiguïté, leur situation et leur faible réfringence, nous avaient échappé lors d'une observation *in vivo*. C'est ainsi que, tant chez *Bolbostemma paniculatum* (1) que chez *Thladiantha dubia*, Cucurbitacées qui n'avaient jamais été jusqu'ici l'objet d'une étude caryologique, nous rencontrons, placés tout contre la membrane, et très souvent aplatis contre elle, de petits corps fortement chromatiques, sur la nature desquels nous pouvons être rapidement fixés (fig. *d, e*). Pour cela il suffira de suivre leur évolution. Soulignons dès maintenant ce fait particulier, et qui mérite attention, qu'elle est en tout comparable chez ces deux plantes.

Nous venons de le dire, ces éléments chromatiques, sont, dans le noyau quiescent, situés à la périphérie de celui-ci; il en va de même

(1) Franquet (R.). (*Bull. du Muséum*, t. 2, 2e série, no 3, p. 324-328, 1930).

dans le noyau en interphase (fig. *e*) et cette position est constante.



Elle est également identique que l'on examine des préparations

réalisées à partir de méristèmes radiculaires ou obtenues en utilisant des bourgeons (fig. *d*), par exemple. Quand débute la prophase, on voit ces corpuscules quitter la membrane et, se détachant d'elle en quelque sorte, s'acheminer vers le centre du noyau et se grouper là d'une façon plus ou moins régulière (fig. *h*). Il est assez délicat de dire formellement si, à ce moment un clivage est déjà intervenu ou non, et, en dépit de l'intérêt présenté par cette question, nous ne saurions être affirmatifs et préférons réserver ce point de détail pour une étude ultérieure. Bientôt on constate la distribution, sous forme d'une plaque équatoriale très nette et bien régulière, des chromosomes dans l'une comme dans l'autre espèce (fig. *i* et *k*). Cette plaque se dédouble par bipartition des chromosomes et, en vue latérale, on obtient l'image de deux lignes chromatiques plus ou moins sinueuses (fig. *j* et *l*). Dans une vue polaire, avant comme après la division chromosomique, par contre, l'aspect est celui d'une véritable plaque. On assiste ensuite à l'émigration progressive, et dans un ordre suffisamment régulier, des chromosomes anaphasiques vers les pôles (fig. *m*). A en juger par le nombre considérable d'images d'anaphases rencontré, on peut penser que la marche de ces éléments n'est pas extrêmement rapide. Tous, cependant, atteignent les pôles et il n'y a pas, comme dans maintes mitoses hétérotypiques, de retardataires ou d'extrusion.

La télophase doit être décomposée en deux périodes. A la première, les chromosomes sont encore tassés les uns contre les autres d'une façon plutôt compacte (fig. *n*). Mais, d'après ce que l'on connaît au sujet des chromosomes de grande taille, on est fondé à admettre qu'il ne s'opère pas à ce moment, plus qu'à aucun autre, de fusion entre ces éléments et qu'ils conservent, en dépit des apparences, leur individualité respective.

A un stade ultérieur les chromosomes se détachent les uns des autres et s'éloignant du centre gagnent la périphérie (fig. *o* et *p*) pour aller s'accoler à la membrane nucléaire nouvellement formée. Là ils attendent (fig. *q*) que le noyau entre de nouveau en cinèse pour effectuer une évolution en tout comparable à celle qui vient d'être décrite.

Soulignons qu'à la télophase ces chromosomes ne sont pas l'objet d'une fissuration ou d'une alvéolisation comme c'est la règle pour ceux de grande taille.

Nous pouvons maintenant revenir, connaissant le cycle de la mitose chez ces deux espèces qui, nous l'avons dit, est en tous points semblable à celui d'autres plantes antérieurement étudiées, sur la question de l'origine des chromosomes dans les noyaux dépourvus de réseau. L'étude de préparations fixées nous a montré tout d'abord que l'apparence dite optiquement vide de ces sortes de noyaux ne correspondait pas à la stricte réalité. Nous avons pu

discerner de petits corpuscules chromatiques qui, à l'observation vitale, nous échappaient. Ajoutons, cependant, à ce sujet, qu'avec une grande habitude et une suffisante ténacité, on peut souvent, sur le vivant, parvenir à distinguer ces formations.

D'autre part, il est facile de les observer en ayant recours à la fixation contrôlée (fig. *f*). Cette technique qui est appelée à rendre de réels services, permet, dans le cas présent, de mettre en évidence les éléments en question.

Enfin en pratiquant, sur le vivant, une coloration au bleu de méthylène en solution concentrée, on parvient à colorer ces corpuscules en bleu (fig. *g*), de telle sorte qu'ils se détachent sur le fond incolore du reste du noyau. Leur existence ne saurait donc être niée et il n'est pas douteux, en première approximation, qu'elle doit être liée à celle des chromosomes. L'étude de la mitose de plusieurs objets chez lesquels elle a lieu d'une façon analogue à celle qui vient d'être décrite, nous invite à aller plus loin et à dire que ce sont les chromosomes eux-mêmes. Mais pour éviter toute confusion il semble plus logique de les désigner d'un nom particulier et on peut leur attribuer celui déjà ancien de prochromosomes qui a le double avantage d'être un terme courant en caryologie et à la fois d'exprimer parfaitement ce qu'il veut dire. A une condition toutefois qui est celle de ne le faire servir que dans les cas où les prochromosomes de l'interphase donnent effectivement et directement les chromosomes de la cinèse. Nous avons montré ailleurs [1], et il est inutile de revenir ici sur cette question, la confusion que l'on créait en appliquant cette appellation de prochromosomes à des formations diverses.

Nous nous basons, par conséquent, ici, pour admettre la formation des chromosomes aux dépens de prochromosomes, sur l'étude du cycle évolutif de ceux-ci. Une autre preuve devrait pouvoir être apportée, mais qui paraît fort difficile à fournir et dont nous doutons presque qu'elle puisse jamais l'être; elle consiste à montrer qu'il y a identité entre le nombre des deux formations en question. Une numération exacte qui ne serait autre que la moyenne de dénombrements multiples, nous paraît peu concluante. Une troisième preuve, enfin, peut être invoquée. Elle réside dans la comparaison des tailles respectives des prochromosomes et des chromosomes. On peut dire que, dans les espèces que nous avons étudiées jusqu'ici, et tout spécialement chez *Bolbostemma paniculatum* et *Thladiantha dubia*, elles sont pour ainsi dire identiques. On ne distingue pas l'un de l'autre, morphologiquement, un prochromosome d'un chromosome. La similitude est étonnante.

[1] Eichhorn (A.). (*C. R. Soc. Biol.*, CIV, 854, 1930 et *Rev. gén. Bot.*, XLII, 1930).

Il nous reste, avant de conclure, à étudier rapidement deux points de détail : le nucléole et son devenir, puis l'existence du fuseau.

Nous avons précédemment admis que les noyaux paraissant optiquement vides sur le vivant possédaient, d'une façon générale, un seul nucléole relativement volumineux, visible *in vivo*, de forme sphérique et occupant une position le plus souvent centrale. Les deux exemples étudiés ici répondent exactement à cette supposition. Comment le nucléole évolue-t-il dans ces cas? En règle générale il ne persiste pas au delà de la métaphase, mais disparaît soit brusquement, soit par fonte progressive. A la télophase, au moment où les chromosomes, qui vont redevenir les prochromosomes du noyau quiescent, s'acheminent vers la membrane nucléaire, il apparaît, dans l'enchylème, plusieurs (deux ou trois) petits nucléoles (fig. *p*) de nouvelle formation qui, par fusion rapide, reconstitueront le gros nucléole unique de l'interphase ou du repos suivant le cas (fig. *q*). Ajoutons qu'il semble résulter de comparaisons effectuées entre organes en voie de croissance et organes ne se développant plus, que les nucléoles diminuent de volume à mesure que les mitoses se font plus rares.

Le rôle de ce constituant nucléaire, au sujet duquel les hypothèses les plus diverses et les plus contradictoires ont été émises, reste toujours aussi obscur. Qu'il ne serve pas à la formation des chromosomes, ceci paraît bien résulter, en dehors d'autres arguments tirés de l'étude des chromosomes de grande taille, de l'examen du cycle évolutif des petits chromosomes tel que nous l'avons relaté. Il existe, d'ailleurs, une telle disproportion entre le volume des chromosomes, même pris dans leur ensemble, et celui du nucléole, qu'il ne faut pas songer à mettre ces deux éléments nucléaires en rapport trop étroit. Le problème du nucléole mérite donc toujours de retenir l'attention.

Celui de l'existence et de la structure du fuseau semble, par contre, être plus près d'être résolu. De fuseau nous n'en avons pas rencontré dans nos préparations. S'il existe, il est certain qu'il n'est autre chose qu'une partie de l'enchylème dont les propriétés physiques se sont modifiées momentanément pour redevenir normales au terme de la cinèse. Jamais nous n'avons noté l'existence de fibres fusiorales et nous croyons fermement qu'il s'agit là d'un simple artefact. A plus forte raison ne convient-il pas d'attacher d'intérêt à la question de savoir si les fibres fusoriales supposées exister servent ou non au déplacement des chromosomes, question qui, aussi bien, ne saurait être posée.

En résumé, nous pouvons admettre que les deux exemples étudiés illustrent parfaitement l'opinion suivant laquelle l'existence de prochromosomes serait liée à un aspect optiquement vide du

noyau à l'état de repos ou en interphase. En outre, de tels noyaux possèdent des chromosomes de petite taille qui ne sont autre chose que les prochromosomes eux-mêmes évoluant directement en chromosomes, ceux-ci devant à la télophase donner à nouveau des prochromosomes jusqu'à la cinèse suivante. Quant au nucléole on ne peut lui assigner un rôle défini dans la mitose, il ne sert pas manifestement à l'élaboration des chromosomes, puisque ceux-ci sont déjà tout formés au début même de la caryocinèse. De fuseau nous n'en avons pas noté, à tout le moins sous l'aspect habituellement décrit et spécialement possédant l'apparence de fibrilles servant au transfert des chromosomes, sous une forme ou sous une autre.

EXPLICATION DES FIGURES.

Fig. *a*, noyau interphasique, *b*, anaphase, *c*, début de télophase chez *Phaseolus vulgaris* après fixation.
Fig. *d*, noyau au repos de la tige de *Thladiantha dubia*.
Fig. *e*, noyau en interphase du méristème radiculaire de *Th. dubia*.
Fig. *f*, idem après action du fixateur sous l'objectif.
Fig. *g*, idem, après coloration au bleu de méthylène.
Fig. *h*, prophase dans un noyau du méristème radiculaire de *Bolbostemma paniculatum*.
Fig. *i* et *j*, métaphase et clivage chez *B. paniculatum*.
Fig. *k* et *l*, idem, chez *Th. dubia*.
Fig. *m*, anaphase chez *Th. dubia*.
Fig. *n*, début de télophase chez *Th. dubia*.
Fig. *o*, fin de télophase chez *Th. dubia*.
Fig. *p*, noyaux en reconstitution chez *Th. dubia*.
Fig. *q*, noyaux en interphase chez *B. paniculatum* avec prochromosomes reconstitués.
Grossissement env. 1.500 fois.

Le Gérant,
J. CAROUJAT.

TOURS. — IMPRIMERIE RENÉ ET PAUL DESLIS, 6, RUE GAMBETTA. — 4-6-1931.